Über den Bau des Thallus von Rafflesia Rochussenii Teysm. Binn.

von

Dr. **Ferdinand Schaar.**

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität Graz.

(Mit 3 Tafeln.)

Einleitung.

Die erste, wenn auch unvollkommene Kenntniss des Vegetationskörpers der Gattung *Rafflesia* verdanken wir den Untersuchungen Franz Unger's,[1] dem eine in Weingeist aufbewahrte, ihm von Endlicher überlassene Blüthenknospe einer *Rafflesia Patma* aus Java zur Verfügung stand. Unger unterscheidet neun Stufen der Verbindung des Parasiten und der Wirthpflanze, »der Einwurzelung der Parasiten«, und reiht die Rhizantheen, zu denen er *Rafflesia* zählt, in die erste und unterste Stufe ein, zu deren Charakterisirung er sagt: »Wir sehen den Parasiten mit der Nährpflanze in der Art vereinigt, dass derselbe unmittelbar über dem Holzkörper seines Trägers entspringt und durch sein Gefässsystem mit dem Gefässsystem der Nährpflanze anastomosirt«. Der anatomische Bau des »Vegetationskörpers« von *Rafflesia* ist nach Unger's Darstellung im wesentlichen folgender: »Das Parenchym besteht in der Regel aus Zellen von mehr oder weniger beträchlichem Umfange, deren Wände bald dünner, bald dicker sind, aber fast durchgängig durch einzelne verdünnte Stellen von runder oder ovaler Form das Ansehen erhalten, als ob sie mit Tüpfeln

---

[1] Beiträge zur Kenntniss der parasitischen Pflanzen. Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte, Band II. Wien 1840.

besetzt wären. Die Zellen variiren nur in der Grösse, übrigens sind sie in allen Theilen gleich. Gewöhnlich enthalten sie Amylum, und dieses oft in solcher Quantität, dass der ganze Zellraum damit vollgepfropft ist«. Alle Rhizantheen besitzen nach Unger nur »kleine und unbedeutende« Gefässbündel aus zweierlei Elementen, nämlich aus Gefässen und aus den dieselben begleitenden »Pseudoparenchymzellen«. Die Zahl der Gefässe eines Bündels beträgt nach ihm nur zehn, die sich noch in dem Maasse vermindert, als sich der Gefässbündel »den peripherischen Gebilden« nähert. So sehr auch die Untersuchungen Unger's in Bezug auf den anatomischen Bau des Vegetationskörpers der Rafflesiaceen einen wichtigen Fortschritt bedeuteten, so übersah doch Unger noch vollständig den mycelartigen Theil des Vegetationskörpers und bezeichnete als solchen nur den vermeintlich unmittelbar durch die Keimung des Samens entstandenen, unter der Blüthe gelegenen Zellkörper, der von Graf Solms-Laubach Floralpolster genannt wurde.

Sechzehn Jahre später wurde von Teysmann und Binnendyk durch ihre im botanischen Garten zu Buitenzorg vorgenommenen erfolgreichen Keimungsversuche mit *Rafflesia*-Samen festgestellt, dass die Blüthen stets etliche Zoll von den Aussaatstellen entfernt entstehen, doch nahm Teysmann[1] zur Erklärung davon an, dass die sehr kleinen Samen sich innerhalb der saftigen Innenrinde fortgeschoben haben könnten, bevor sie zur Keimung gelangten. Da jedoch auf diesen *Cissus*-Pflanzen seither beständig neue Blüthen erschienen, kam Scheffer, der Director des botanischen Gartens zu Buitenzorg, auf den Gedanken der mycelartigen Beschaffenheit des Vegetationskörpers der *Rafflesia*; die betreffende Stelle seines Briefes an Solms-Laubach, in dessen Abhandlung[2] über den Thallus der Rafflesiaceen abgedruckt, lautet: »Je n'ai pas encore examiné sous le microscope une tige vivante de Cissus, sur laquelle se trouvent de Raflesias, de pour de les perdre en coupant la grande tige. Mais je pense, qu'on trouvera une sorte de mycelium,

---

[1] Nadere Bydrage etc. Natuurkund. Tijdschrift voor Nederlandsch-Indie, 1856.

[2] Das Haustorium der Loranthaceen und der Rafflesiaceen und Balanophoreen. Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle, Band 13.

qui se répand dans le Cissus sous l'écorce et qui fructifié de temps en temps«.

Diese Anschauung wurde durch die bekannten Untersuchungen Solms-Laubach's an *Brugmansia Zippelii* Bl., *Brugmansia Lowii* Becc. und *Rafflesia Patma* Bl. vollkommen bestätigt. In seiner Bearbeitung der *Rafflesiaceae* in Engler und Prantl's »Natürlichen Pflanzenfamilien« fasst er die jetzigen Kenntnisse vom Bau der Gattung *Rafflesia* in folgenden Sätzen zusammen: Die Vegetationskörper der Rafflesiaceen sind auf einen gliederungslosen, intramatricalen Thallus reducirt, der häufig völlig den Charakter des Pilzmyceliums annehmen kann. Im einfachsten Falle, z. B. bei *Rafflesia*, besteht derselbe aus einem unregelmässigen Geflechte einfacher, sich in der Blattregion verbreitender, vielfach verzweigter Fäden. Bei *Rafflesia* wuchern diese in der Secundärrinde älterer Stämme und Wurzeln von *Cissus*-Arten unbegrenzt fort, sie senden Zweige aus, die senkrecht zur Holzgrenze hinunterwachsen und diese, die Cambiumschicht durchbrechend, erreichen. Bei dem weiteren Zuwachs des Nährholzes werden ihre Endigungen allmälig von diesem umschlossen, ihre dem Dickenzuwachs desselben gleichen Schritt haltende Verlängerung geht unter intercalaren Theilungen vor sich«. Aus diesen Thallusfäden bilden sich sodann durch Wucherungen derselben rundliche Ballen, geschlossene Parenchyms, welche die Blüthen entwickeln. Damit waren die anatomischen Verhältnisse des *Rafflesia*-Thallus in ihren allgemeinen Zügen genau festgestellt. Eingehende histologische Untersuchungen aber wurden von Solms-Laubach nicht ausgeführt.

In neuester Zeit hat endlich G. J. Peirce[1] *Rafflesia Patma* zum Gegenstande einer Untersuchung gemacht, die sich hauptsächlich mit dem Floralpolster beschäftigt. Ich komme bei Besprechung desselben darauf zurück.

Mein verehrter Lehrer, Herr Prof. Dr. G. Haberlandt, brachte von seinem Aufenthalte in Buitenzorg reichliches Material von *Rafflesia Rochussenii* Teysm. Binn. mit (vom

---

[1] George J. Peirce, On the Structure of the Haustoria of some Phanerogamic Parasites. Annals of Botany, 1893, vol. VIII.

Parasiten befallene *Cissus*-Wurzeln mit aufsitzenden Blüthenknospen in verschiedenen Entwicklungsstadien), von dem er mir einen Theil zur Untersuchung überliess. Der treffliche Erhaltungszustand des in Alkohol conservirten Materiales liess die Erwartung berechtigt erscheinen, dass die Untersuchung manches histologische Detail zu Tage fördern werde. Der gewünschte Erfolg blieb nicht aus und die beobachteten Anschlussverhältnisse der Thallushyphen an die verschiedenen Gewebeelemente des Wirthes, ihr Verlauf in demselben, sowie die histologische Zusammensetzung des Floralpolsters bilden den Gegenstand dieser Arbeit. Da mir Herr Prof. Haberlandt nicht nur das Material, sondern auch weitgehende Unterstützung bei der Ausführung der Untersuchung gewährte, bin ich ihm zu wärmstem Danke verpflichtet.

I. Bau und Verlauf des mycelartigen Thallus.

Form und Gefässe der Zellen des mycelartigen Thallus sind sehr veränderlich. Bald sind sie mehr oder minder isodiametrisch, bald cylindrisch und langgestreckt, stets jedoch mehr weniger seitlich zusammengedrückt, so dass der Querschnitt elliptisch erscheint. Bei der eigenthümlichen Art dieser Zellen, sich mit grösstmöglicher Schonung der Wirthszellen zwischen denselben hindurchzudrängen, ist die wechselnde Form und Grösse leicht verständlich. Die Membranen der Thalluszellen sind nicht in allen Geweben des Wirthes gleich dick. Im Leptom der secundären Rinde zeigen die Zellen die stärksten Membranen, schwächer sind dieselben bei den das Holz und die mechanischen Stränge der secundären Rinde durchsetzenden Thallusfäden und am zartesten bei den in der cambialen Zone der Wirthswurzel befindlichen Zellen des Thallus.

Der Substanz nach bestehen die Membranen des mycelartigen *Rafflesia*-Thallus aus relativ reiner Cellulose.

In den überwiegenden Fällen ist eine scharfe Abgrenzung der Membran der *Rafflesia*-Zelle gegen die der Wirthszelle vorhanden, und nur gelegentlich findet eine innige Verschmelzung beider statt.

Eine der Sculptur der angrenzenden Membran der Wirthszelle entsprechende Ausgestaltung der Wandung der *Rafflesia*-Zelle ist nirgends vorhanden. Es konnte nur ein Einfluss von Seite der Schmarotzerzelle auf die Sculptur der Wirthsmembran wahrgenommen werden, nie das Umgekehrte. Zeigt z. B. die Wirthszelle Tüpfelbildung, wie die Taf. II, Fig. 3 abgebildete Bastzelle oder Taf. II, Fig. 1 die Ersatzfasern des Holzes, so legt sich die verhältnissmässig dünne Membran der Thalluszelle in gleichmässiger Dicke, ohne den Tüpfeln der Wirthszelle entsprechende Verdünnungen oder Tüpfelbildungen zu zeigen, an diese an.[1] Es fehlen also der Zellwand des Parasiten correspondirende Tüpfelbildungen. Die angestellten Quellungsversuche mit verdünnter Schwefelsäure bestätigten vollkommen diese Beobachtung.

Ganz anders als die an die Wirthszellen angrenzenden Längswände der Schmarotzerzellen verhalten sich die Querwände, welche die Thalluszellen selbst trennen. Diese sind, wie erwähnt, im Leptom des Wirthes stärker verdickt und werden, wie man namentlich bei Einwirkung von färbenden Reagentien deutlich erkennt, von Tüpfelcanälen (Taf. I, Fig. 6) durchsetzt, jedoch nicht vollständig perforirt. Dieselben sind aber nicht immer so deutlich, wie sie in Fig. 6 bei p abgebildet sind, meist sind sie auch bei stärkster Vergrösserung nur als einander entsprechende Einkerbungen der Querwand, wie es dieselbe Fig. 6 bei p' zeigt, zu erkennen. Derartige Bildungen wurden nur bei den das Leptom durchsetzenden Thalluszellen gefunden; doch ist ausdrücklich zu erwähnen, dass diese Querwände keineswegs siebplattenähnliche Bildungen vorstellen.

Der Zellinhalt ist namentlich bei den im Siebtheile verlaufenden Schmarotzerzellen substanzreich. Stärkeanhäufungen liessen sich im Inhalte auch dann nicht nachweisen, wenn die umliegenden Wirthszellen stärkehältig waren. Stets führen die Zellen einen kreisrunden oder elliptischen, meist mit mehreren Kernkörperchen versehenen Kern, der sich durch seine bedeutende Grösse merklich von den Kernen der Wirthszellen unterscheidet. Die annähernd kugeligen Zellkerne der im Holz-

[1] Vergl. auch Capitel II.

theile und in den Markstrahlen vorkommenden Thalluszellen sind zwar nicht so gross (12·4 μ Durchmesser) als die ellipsoidischen Kerne der das Leptom durchwuchernden Zellen (31 μ und 24·8 μ Durchmesser), doch immerhin im Verhältniss zu den Kernen der Wirthszellen (3·1 μ Durchmesser) in dem Maasse gröser, dass sie in zweifelhaften Fällen ein sicheres Unterscheidungsmittel abgeben, ob die vorliegende Zelle eine Wirths- oder Schmarotzerzelle ist. Unterstützt wird diese Unterscheidung an Alkoholmaterial durch die braune Färbung des Zellinhaltes der Parasitenzellen.

Alle Zellen des in der *Cissus*-Wurzel wuchernden mycelartigen Vegetationskörpers der *Rafflesia* sind untereinander gleichartig. Tracheïden und Siebröhren z. B., wie sie im Floralpolster und in den Blüthenblättern vorkommen, sind nirgends im mycelartigen Vegetationskörper zu finden.

Die Thalluszellen bilden langfädige Stränge, welche gleich Pilzhyphen intercellular das Gewebe der *Cissus*-Wurzeln durchziehen. Die hyphenartigen Fäden sind in der Regel einfache Zellfäden, doch kommt es auch zur Bildung von einschichtigen Gewebeplatten (Taf. I, Fig. 1), körperlichen Strängen und von Gewebekörpern. Jeder einzelne Thallusfaden wächst selbstständig, wie die Hyphe eines Pilzmycels, zwischen den Zellen der Wirthspflanze hindurch. Nirgends wurde eine Perforation von Zellmembranen beobachtet, sondern die wachsende Spitze der Schmarotzerhyphe spaltet mechanisch, vielleicht auch durch Abscheidung geeigneter Lösungsmittel die Membranen der Wirthszellen (Taf. I, Fig. 2; Taf. II, Fig. 1, 3 und 4).

Die Zellstränge des Schmarotzers durchziehen vornehmlich die Leptomtheile der secundären Rinde, sowie die Holzplatten und die dazwischev liegenden, stets stärkeführenden, secundären Rinden- und Holzmarkstrahlen. Das Eindringen der Thallusfäden zwischen die Zellen der primären Rinde und der primären Markstrahlen der Wirthspflanze nachzuweisen, war mir nur im Umkreise des Floralpolsters möglich, worauf ich noch zu sprechen komme.

Querschnitte durch eine *Cissus*-Wurzel lassen sofort die bereits von Solms-Laubach gesehenen, die Holzplatten gleich einem Markstrahle durchziehenden Zellstränge (Taf. II, Fig. 2)

des Schmarotzers erkennen, welche auch die cambiale Region und die keilförmigen Leptom- und Bastbündel durchsetzen. Dabei lässt die Betrachtung der Querschnitte weiters erkennen, dass nicht sämmtliche durch Bastbelege getrennten secundären Leptomstreifen der *Cissus*-Wurzel von den Thallushyphen durchsetzt werden, sondern dass die ältesten, der primären Rinde nächstgelegenen derselben stets entbehren. Die nähere Untersuchung lehrte, dass letztere völlig substanzleere Siebröhren führten, und Radialschnitte (Taf. II, Fig. 5) ergänzten die Beobachtung dahin, dass die Thallusfäden vor diesen entleerten Siebtheilen umkehrten, um in der Richtung, aus der sie gekommen, zurückzuwachsen.

Von diesen gleich einem einreihigen Markstrahle das Holz und die secundäre Rinde des Wirthes radial durchwachsenden Thallusfäden zweigen der Längsrichtung der *Cissus*-Wurzel parallel verlaufende, besonders in den Leptomstreifen in reicher Zahl ab (Taf. I, Fig. 1). Diesen beiden auf einander senkrechten Wachsthumsrichtungen folgen die Thallushyphen in vielfach gewundenem Verlaufe, so dass, wie schon Solms-Laubach erwähnt, ein Thallusfaden »nur selten in einem und demselben Präparate auf längere Zeit verfolgt werden kann und vielmehr beinahe ausschliesslich in kleinen wenigzelligen Thallusstücken zur Anschauung kommt«.

Da der mycelartige Vegetationskörper der *Rafflesia* sowohl im Holze, wie in der secundären Rinde wuchert, durchsetzt er nothwendigerweise auch das Cambium. Bereits Solms-Laubach[1] hat für verschiedene parasitische Phanerogamen nachgewiesen, dass die das Cambium durchsetzenden Senker in der cambialen Zone des Nährzweiges eine Meristemzone besitzen. Auch unser *Rafflesia*-Thallus zeigt das gleiche Verhalten, und die in der Cambiumschichte liegenden Thalluszellen haben alle Eigenschaften von Meristemzellen (Taf. I, Fig. 7). Dieses Cambium des Schmarotzers scheidet nach aussen und innen Zellen ab, die deutlich selbständiges Längenwachsthum besitzen, indem ihre Streckung aus dem bogigen Ansatze der Membranen

[1] Solms-Laubach, Über den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane der Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb. für m. Bot., VII. Bd.

der Wirthszellen ersichtlich ist. Durch dieses Cambium wird der stetige Zusammenhang der im Leptom und Hadrom wuchernden Thallustheile gewährleistet.

Die Verbindung der in den radialen Holzplatten längsverlaufenden Thallustheile wird durch Stränge hergestellt, welche die stärkereichen Markstrahlen durchsetzen. In diesen kommt es dann nicht selten zur Bildung grösserer körperlicher Anhäufungen von Schmarotzerzellen. Aber auch im Leptom und im Hadrom fand ich einmal Zellkörper. Die von mir in den Markstrahlen beobachteten Zellkörper lagen innerhalb der Cambiumzone des Wirthes in den Holzmarkstrahlen. Ob diese Gewebekörper durch weiteres Wachsthum Floralpolster zu bilden im Stande sind, habe ich nicht entscheiden können, doch ist es nicht unwahrscheinlich.

II. Der Anschluss der Schmarotzerhyphen an die Gewebeelemente des Wirthes.

Es liess sich von vorneherein erwarten, dass die Thallushyphen zur besseren Vollführung ihrer Aufgabe Nährstoffe aus dem Wirthgewebe zu entnehmen, entsprechende Anschlussverhältnisse an die verschiedenen Nährstoffe leitenden und speichernden Gewebeelemente der Wirthspflanze zeigen würden.

Im Leptom, in welchem die Schmarotzerhyphen die reichste Entfaltung aufweisen, gelang es zuerst, das Verhalten der radial verlaufenden Thallusstränge festzustellen. An Tangentialschnitten (Taf. I, Fig. 2) fällt zunächst die grosse Zahl der quer getroffenen *Rafflesia*-Hyphen auf, welche nicht allein einzeln oder zu zwei und mehr übereinandergereiht Zellplatten, sondern auch nach allen Richtungen des Raumes neben einandergereiht körperliche Zellstränge bilden. Die zwischen den dünnwandigen Leptomelementen hindurchwachsenden Thalluszellen wölben sich auffallend in die Lumina der Siebröhrenglieder vor, durch welche Flächenvergrösserung zweifelsohne die Aufgabe dieser Thalluszellen, den Siebröhren Baustoffe zu entnehmen, wesentlich erleichtert wird, zumal einzelne dieser vorgewölbten Membrantheile eine auffallende Verdünnung und offenbare Verschmelzung mit der Membran der Wirthszelle aufweisen (Taf. I, Fig. 2, *v*). Die verdünnten Stellen sind

gewissermassen sehr flache, einfache Tüpfel. Fig. I, Fig. 3 gibt ein interessantes Verhalten einer Schmarotzerzelle im Leptomparenchym wieder. Die Thalluszelle zeigt auf der einen Seite kleine papillöse Vorstülpungen in das Lumen der Wirthszelle, welche an die Haustorien eines Pilzmycels, etwa einer *Cystopus*-Art, erinnern und auf der anderen Seite einen welligen Verlauf der Membran, wobei die vorspringenden Membrantheile die bereits oben erwähnten Verdünnungen und Verschmelzungen zeigen. Über die Bedeutung dieser Einrichtungen kann wohl kein Zweifel sein. Auffallend war nur, dass sich die haustorienartigen Vorstülpungen bloss in beschränkter Zahl auffinden liessen. Vielleicht finden sich bei anderen *Rafflesia*-Arten häufiger derartige Bildungen.

Ein weiterer wichtiger und auffallender Anschluss der Thalluszellen ist der an die mit Hoftüpfeln versehenen Tracheen. Die Mündungen dieser Hoftüpfel sind spaltenförmig. An die Tracheen legen sich Thallushyphen sowohl der Länge, als auch der Quere nach an. Jene Theile der trachealen Wandung, an welche sich Schmarotzerzellen anlegen, haben keine Hoftüpfel, sondern einfache spaltenförmige Tüpfel, deren Spaltrichtung (quer oder längs) mit jener der Hoftüpfel vollkommen übereinstimmen (Taf. I, Fig. 4 und 5). Die Länge dieser einfachen Tüpfel ist mitunter so bedeutend, dass zwei Schmarotzerzellen an demselben Tüpfel Antheil haben (Taf. I, Fig. 5). Hier liegt jedenfalls eine bemerkenswerthe Einflussnahme der Schmarotzerzelle auf die Wirthszelle in der Ausbildung der Membran in dem Zeitpunkte vor, in welchem die Tüpfel erst angelegt werden. Das Vorhandensein einfacher Tüpfel lässt auf rege, ungehinderte Wasseraufnahme von Seite des Schmarotzers schliessen, was in Anbetracht der gewiss bedeutenden Transspiration der mächtigen Blüthen leicht verständlich ist. Dass es sich dabei auch um Aufnahme von Glykose aus dem Tracheeninhalte handeln dürfte, ist nach den neueren Untersuchungen über den Glykosegehalt der Gefässe und Tracheiden ziemlich sicher.[1]

[1] Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., S. 512, und Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Pringsheim's Jahrb. für w. Bot., 22. Bd., 1891.

In der Nähe des Floralpolsters erwiesen sich die an die trachealen Wände anstossenden Schmarotzermembranen so mächtig verdickt, dass durch die einseitige Wandverdickung das Lumen der Thalluszelle stark eingeengt wird (Taf. III, Fig. 3). Auch die im Holze markstrahlgleich verlaufenden Thallusstränge zeigten nicht selten (Taf. III, Fig. 4) die gleichen Verdickungen. In stofflicher Hinsicht erwiesen sich diese Verdickungen, die gelegentlich eine Schichtung erkennen lassen, als aus reiner Cellulose bestehend. Die Frage nach der Bedeutung dieser Einrichtung lässt sich wohl kaum sicher beantworten. Ich unterlasse es deshalb, hierüber Vermuthungen auszusprechen.

Tangentialschnitte durch die stärkehaltigen Ersatzfasern (Taf. II, Fig. 1) des Holzes geben Querschnittsansichten der radial verlaufenden Thallusfäden, die man auf den ersten Blick für Markstrahlen halten würde, wenn sie nicht durch ihre Zellkerne als Schmarotzerzellen charakterisirt wären. Diese Thalluszellen zeigen hier dasselbe Verhalten wie zwischen Bastzellen (Taf. II, Fig. 3 und 4). Die Membranen der Wirthszellen werden von den Thalluszellen gespalten, wobei sich deren Membran enge an die Membranen der Ersatzfasern anlegt und die Tüpfel der letzteren bis an die Schmarotzermembran reichen.

Aus dem Angeführten erhellt klar die bereits von Solms-Laubach erwähnte enge Verbindung des mycelartigen Thallus der *Rafflesia* mit dem Wirthe, welcher nirgends in seinen Geweben vom Schmarotzer bewirkte Krankheitserscheinungen, vielmehr zu Gunsten des Schmarotzers wirksame Veränderungen in der Membransculptur der stoffleitenden Zellen aufweist.

III. Der Floral- oder Blüthenpolster.

An jener Stelle der *Cissus*-Wurzel, wo eine *Rafflesia*-Blüthe entsteht, vereinigen sich zunächst die Thallusstränge zu einem umfangreichen Gewebekörper, dem Floralpolster, der dann rindenwärts die Blüthenknospe entwickelt. Unger sah, wie bereits Eingangs erwähnt, den Floralpolster für den unmittelbar durch Keimung des Samens entstandenen Spross des Schmarotzers an und bemerkt über denselben: »Es ist hier ein

Versenken des einen in den Körper des anderen ohne alle weitere Vermittlung deutlich zu erkennen; der unterste Theil des Parasiten ist in die Nährpflanze gleichsam eingekeilt, das Parenchym schliesst sich genau an das Parenchym des Rindenkörpers der Nährpflanze an, und die Gefässbündel des ersteren legen sich einzeln an die durch die Markstrahlen getrennten Theile des Holzkörpers an«.

Die jüngere der mir vorliegenden Knospen ist Taf. II, Fig. 6 im medianen Durchschnitte schematisch dargestellt und stimmt der Hauptsache nach mit der von Unger auf Tab. II, Fig. 5 seiner Eingangs citirten Abhandlung gegebenen Abbildung eines offenbar nicht ganz medianen Durchschnittes durch eine Knospe der *Rafflesia Patma* überein. Man erkennt an meiner Abbildung, dass die jugendliche Knospe noch ganz von der primären Rinde des Wirthes umhüllt wird. In der That hält das Wachsthum der Rinde des Wirthes mit dem der Knospe im ganzen Umkreise letzterer eine Zeit lang gleichen Schritt, indem in ihr zahlreiche radiale Zellreihen meristematischen Charakter annehmen, wodurch die Rindenzellen in tangentialer Richtung sich vermehren und so ein allzufrühes Zerreissen der schützenden Wirthsrinde vermieden wird. Vollzieht sich endlich das Hervorbrechen der Knospe, so bleibt stets im Umkreise des Floralpolsters eine mächtige, reichlich mit Stärke erfüllte Rindenschichte des Wirthes gleich einer Becherhülle, einer Cupula, erhalten.

Die Abgrenzung des Floralpolsters gegen diese Rindenhülle wird begreiflicherweise nicht durch eine scharf differenzirte Epidermis hergestellt, sondern der Floralpolster entsendet zahlreiche fädige Fortsätze (Taf. III, Fig. III) zwischen die lockeren Zellen der Wirthsrinde, deren Verlauf so mannigfach gewunden ist, dass nur einzelne wenigzellige Stücke zwischen den Rindenzellen auf Schnitten zur Anschauung kommen. Da die sonst dicht mit Stärke erfüllten Rindenzellen in unmittelbarer Nähe des Floralpolsters oder seiner Saugfortsätze auffallende Armuth oder gänzlichen Mangel an Stärkekörnern zeigen, so drängt sich unwillkürlich die Meinung auf, dass dieser cupulaartige Rindenmantel auch als Reservestoffbehälter für die *Rafflesia*-Knospe dient.

Der Floralpolster (Taf. II, Fig. 6, 7) hat annähernd die Gestalt eines Kegels, dessen Spitze im Nährholze steckt. Die diesen Theil des Floralpolsters zusammensetzenden Zellen sind langgestreckt, einfach getüpfelt und, wie bereits Unger angibt, in diesem Alter der Knospe schon inhaltsleer und abgestorben.

Das Grundparenchym des Floralpolsters besteht aus grosslumigen, weite Intercellularräume bildenden Zellen (Taf. III, Fig. 2), deren nicht allzu dünne Wände von zahlreichen einfachen, elliptischen oder kreisrunden Tüpfeln besetzt sind, die bereits Unger erwähnt. Einen Stärkegehalt, wie ihn Unger für seine Knospe von *Rafflesia Patma* feststellte, besass das Grundgewebe keiner der mir vorliegenden Knospen. An die cambiale Zone der Wirthwurzel schliesst sich im Floralpolster eine meristematische Zone an (Taf. III, Fig. 6), die nach oben in das Meristemgewebe der Knospe übergeht; in dieser kommt ein aus Tracheiden und kurzgliederigen Siebröhren bestehendes Stranggewebe zur Ausbildung. Bereits Rob. Brown hat, wie Solms-Laubach in seiner Eingangs citirten Arbeit angibt, Gefässe in den Blüthensprossen von *Rafflesia Arnoldi* R. Br. beschrieben, und vor einigen Jahren hat George J. Peirce (l. c.) auch das Vorhandensein von Siebröhren im Floralpolster der Knospe von *Rafflesia Patma* festgestellt.

Die im Kreise stehenden (Taf. III, Fig. 1), etwa zwanzig Gefässbündel des Floralpolsters sind, wie aus der folgenden Beschreibung erhellt, eigentlich Bündelringe,[1] da jedes von ihnen seinen eigenen Cambiumring besitzt. Die Elemente derselben sind in concentrischen Kreisen so angeordnet, dass von innen nach aussen die Tracheiden, die aus radialen Zellreihen bestehende Cambiumzone und die Leptomelemente folgen. Das Centrum eines jeden Bündelringes wird von Parenchymzellen eingenommen, die sich in nichts von denen des Grundparenchyms des Floralpolsters unterscheiden. Von diesem centralen Bündelmarke aus durchsetzen sodann markstrahlartige Zellzüge von verschiedener Mächtigkeit den Tracheiden- und

---

[1] Ob diese Bündelringe phylogenetisch als durch Markstrahlen zerklüftete, concentrisch gebaute Gefässbündel mit peripherem Dickenwachsthum aufzufassen sind, oder ob sie als eine Gruppe von einzelnen collateralen Bündeln betrachtet werden müssen, lasse ich dahingestellt.

Leptomring, weshalb auf Querschnitten die Bündel schon bei makroskopischer Betrachtung nur selten einen geschlossenen Ring darstellen, sondern meist in mehrere Partien zertheilt erscheinen (Taf. III, Fig. 1). Im Markgewebe jedes Bündels liegen functionslose, obliterirte, primäre Tracheiden, ebenso wie im äussersten Umkreise functionslose primäre Siebröhren zu finden sind.

Die einzelnen Tracheiden gehen, wie Längschnitte deutlich erkennen lassen, aus je einer Cambiumzelle hervor. Die Aussteifung der zartwandigen Tracheiden, deren Membranen deutliche Reaction auf Verholzung geben, geschieht durch spiralige, öfters getheilte, im Querschnitte kreisrunde Verdickungsleisten.

Die Tracheiden finden, wie Taf. III, Fig. 5 zeigt, directen Anschluss an die Tracheen des Wirthes.

Die Mutterzellen der kurzen, verschieden weiten Siebröhrenglieder spalten wie gewöhnlich Geleitzellen ab, die auf Querschnittsansichten als schmale, drei oder vierseitige Zellmaschen (Taf, III, Fig. 8) der Siebröhre anliegen. Die Wandung der Siebröhren ist verhältnissmässig dick, und die Siebplatten zeigten in der jüngeren der von mir untersuchten Knospe Callusbelege, die namentlich bei Färbung mit Anilinblau schön hervortraten. Stets sind auch die ausgewachsenen Siebröhren des Floralpolsters, auch solche mit Callusbelegen, noch im Besitze ihrer Zellkerne, die jedoch deutlich eine mehr oder minder vorgeschrittene Fragmentation erkennen lassen (Taf. III, Fig. 9). Die Kerne sind geschrumpft und kleiner als die übrigen Kerne des Floralpolsters, gleichmässig stark lichtbrechend und besitzen tiefe bis in die Mitte gehende Einkerbungen. Die ausgebildeten Siebröhren unserer *Rafflesia* unterscheiden sich also durch den Besitz, wenn auch schon in Degeneration begriffener Zellkerne in auffallender Weise von den Siebröhren anderer Pflanzen, in denen die Zellkerne schon zu der Zeit schwinden, wo die Bildung der Siebtüpfel im Gange ist.[1] Einen directen Anschluss der Siebröhren des Floralpolsters an die des Wirthes, wie er von Peirce (l. c.) behauptet wird, konnte ich nicht beobachten. Ein solcher Anschluss ist auch nicht

[1] Vergl. Strasburger, Histolog. Beiträge, III, S. 68.

unumgänglich nothwendig, da ja die im Leptom des Wirthes reichlich wuchernden Thallusfäden aus diesem Gewebetheile Nahrung herbeischaffen. Die Function der Nahrungsaufnahme kommt überhaupt dem Floralpolster gewiss nicht in dem Maasse zu, wie etwa dem Haustorium der Cuscuteen, und mir scheint die Gleichstellung beider, wie es Peirce in seiner Arbeit thut, nicht ganz berechtigt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Der wechselnde Form und Grösse der Zellen zeigende mycelartige Thallus der *Rafflesia Rochussenii* Teysm. Binn. besteht aus gleichartigen Zellen und weist nirgends Tracheiden und Siebröhren auf. Die aus relativ reiner Cellulose bestehenden Membranen der Schmarotzerzellen sind meist scharf gegen die Membranen der Wirthszellen abgegrenzt und nur gelegentlich mit denselben innig verschmolzen. Im ersten Falle zeigt die *Rafflesia*-Zelle niemals mit den allenfalls vorhandenen Tüpfeln der Wirthsmembran correspondirende Bildungen. Die Querwände der im Leptom der *Cissus*-Wurzel wuchernden Thallusfäden besitzen Tüpfelcanäle, doch sind jene Querwände durchaus keine siebplattenähnlichen Bildungen. Die Thallushyphen durchziehen die Leptomtheile der secundären Rinde, die Holzplatten und die stets stärkeführenden secundären Rinden- und Holzmarkstrahlen; in der primären Rinde und den primären Markstrahlen kommen Thallusfäden nur im Umkreise des Floralpolsters vor. Die in der Cambiumzone des Wirthes liegenden Thalluszellen besitzen meristematischen Charakter. Die im Leptom verlaufenden Thallushyphen weichen vor den substanzleeren, ältesten Leptomstreifen im bogigen Verlaufe aus. Die Thallushyphen zeigen innigen Anschluss an die verschiedenen, Nährstoffe leitenden und speichernden Gewebeelemente der Wirthspflanze. Im Leptom derselben wölben sich die Thallushyphen weit in die Lumina der Siebröhren vor, wobei die Schmarotzermembran mit der des Wirthes streckenweise verschmilzt. Solche verschmolzene Membranpartien sind meist stark verdünnt. Zuweilen kommt es zur Bildung kleiner papillöser Haustorialbildungen. Die an die mit Hoftüpfeln versehenen

Tracheen anschliessenden Thalluszellen beeinflussen die Ausbildung der Membranstructur der ersteren in der Weise, dass nur einfache spaltenförmige Tüpfel zu Stande kommen. In der Nähe des Floralpolsters zeigen die den Tracheen anliegenden Thallusfäden häufig polsterartige Verdickungen.

Das im Floralpolster zur Ausbildung gelangende Stranggewebe besteht aus circa 20 im Kreise stehenden Bündelringen. Jeder derselben besitzt seinen eigenen Cambiumring, der nach aussen Siebröhren bildet; das Centrum jedes Bündelringes nimmt ein parenchymatisches Markgewebe ein, von dem aus markstrahlgleiche Zellzüge den Bündelring durchsetzen. In den ausgebildeten Siebröhrengliedern sind stets noch die, wenn auch vorgeschrittene Degeneration zeigenden Zellkerne vorhanden.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Radialer Schnitt durch das Leptom einer *Cissus*-Wurzel, welcher die radial- und längsverlaufenden Thallushyphen der *Rafflesia* zeigt. Vergr. 240.

Fig. 2. Tangentialschnitt durch das Leptom einer *Cissus*-Wurzel. Die durch den Schnitt quer getroffenen Schmarotzerzellen, welche durch ihre theilweise eingezeichneten, mächtigen Zellkerne leicht kenntlich sind, wölben sich stark in die Siebröhren vor, wobei an diesen Stellen *(v)* eine Verschmelzung und Verdünnung der Membranen bemerklich ist. Vergr. 330.

Fig. 3. Eine Thalluszelle der *Rafflesia* aus dem Leptomparenchym von *Cissus*. Dieselbe zeigt auf der linken Seite haustorienartige Bildungen, auf der rechten einen welligen Verlauf der Membran. An den Vorwölbungen sind die Membranen verschmolzen und verdünnt. Vergr. 550.

Fig. 4 und 5. Tracheen der *Cissus*-Wurzel, denen *Rafflesia*-Zellen anliegen. Die Umrisse letzterer, sowie in Fig. 4 die runden Kerne derselben sind einfach contourirt, und man sieht, dass, soweit die Schmarotzerzellen anliegen, diese statt Hoftüpfel einfache spaltenförmige Tüpfel zeigt; die übrige tracheale Wand besitzt Hoftüpfel. Vergr. bei beiden Figuren 240.

Fig. 6. Stücke des mycelartigen Thallus der *Rafflesia* aus dem Leptom von *Cissus*. Die Querwände der Schmarotzerzellen sind auffallend verdickt und zeigen Tüpfel, deren Canäle bei p deutlich sichtbar, bei p' nur als Einkerbungen zu erkennen waren. Der Radialschnitt war mit Chlorzinkjodid und Methylenblau behandelt worden. Vergr. 550.

Fig. 7. Radialschnitt durch die cambiale Zone der *Cissus*-Wurzel. Die Thalluszellen zeigen an dieser Stelle meristematischen Charakter, und die im Holztheile liegenden Schmarotzerzellen lassen aus dem bogigen Verlaufe der ansetzenden Ersatzfasermembranen ihre Streckung erkennen. Vergr. 240.

Tafel II.

Fig. 1. Tangentialschnitt durch den Holztheil (stärkehältige Ersatzfasern) von *Cissus*. Die markstrahlgleich verlaufenden Thalluszellen haben sich zwischen den Ersatzfasern hindurchgedrängt; die gespaltenen Membranen besitzen correspondirende Tüpfel, die bis an die Schmarotzermembranen heranreichen. Auch im rechts gelegenen Markstrahl sieht man an den Zellkernen kenntliche Thalluszellen. Vergr. 240.

Fig. 2. Querschnitt durch den Holztheil der *Cissus*-Wurzel mit einem radial verlaufenden Thallusfaden. Rechts eine Thalluszelle, die sich an ein Gefäss angelegt hat. Vergr. 240.

Fig. 3. Tangentialschnitt durch eine Basalplatte der *Cissus*-Wurzel. Man sieht, dass die Thalluszelle genau dasselbe Verhalten zeigt, wie zwischen den Ersatzfasern in Fig. 1. Vergr. 550.

Fig. 4. Tangentialschnitt durch die Rinde der *Cissus*-Wurzel. Er zeigt drei übereinander liegende, quergetroffene Thallusfäden an der Grenze zwischen Bast und Leptomparenchym. Im übrigen gilt dasselbe wie für Fig. 1. Vergr. 550.

Fig. 5. Radialschnitt durch die secundäre Rinde der *Cissus*-Wurzel. Der Pfeil zeigt rindenwärts. Der centrifugal wachsende Thallusfaden kehrte vor den älteren inhaltsleereren Leptomstreifen um. Vergr. 240.

Fig. 6. Längsschnitt durch die jüngere der mir vorliegenden Knospen. Das Gewebe des Schmarotzers ist in grauem Tone gehalten und stellt der Hauptsache nach den Floralpolster dar, der keilartig in der *Cissus*-Wurzel steckt. *tr* sind die Tracheidenstränge des Floralpolsters, welche an die Gefässe des Wirthes anschliessen. An die cambiale Zone *c* des Wirthes schliesst im Floralpolster eine meristematische an. Die Rinde des Wirthes umhüllt vollständig die ganze Blüthenknospe des Schmarotzers. Natürliche Grösse.

Fig. 7. Querschnitt durch die Knospe, etwa in der Höhe *ab*, Fig. 6. Die cambiale Zone des Floralpolsters bildet einen geschlossenen Ring *c*. Natürliche Grösse.

Tafel III.

Fig. 1. Querschnitt durch den Floralpolster der älteren, mir vorliegenden Knospe von *Rafflesia Rochussenii*. Hier ist nicht mehr ein geschlossener Cambiumring, wie Taf. II, Fig. 7, vorhanden, sondern einzelne im Kreise stehende Bündelringe. Die dunkel gehaltenen Theile der Gefässbündel bedeuten die Tracheidenstränge. Die Linie *g* stellt die Grenzlinie zwischen dem Gewebe des Floralpolsters und der diesen becherartig umhüllenden Rindenschichte *r* des Wirthes vor. Natürliche Grösse.

Fig. 2. Schnitt durch das Markparenchym des Floralpolsters. Vergr. 240.

Fig. 3. Querschnitt durch den Holztheil der *Cissus*-Wurzel in der Nähe des Floralpolsters. Der Thallusfaden der *Rafflesia* grenzt an eine Trachee des Wirthes, und die derselben anliegenden Membrantheile der Thalluszellen zeigen auffallende zartgeschichtete Verdickungen. Vergr. 330.

Fig. 4. Ein Querschnitt wie Fig. 3. Der markstrahlgleich den Holztheil durchziehende Thallusfaden zeigt eine mächtig verdickte Querwand. Vergr. 330.

Fig. 5. Längsschnitt in der Gegend der Grenze zwischen Floralpolster und Holzplatte des Wirthes. Die mit grossen Zellkernen versehenen Parenchymzellen, sowie die mit *tr* bezeichneten, spiralig verdickten Tracheiden gehören der *Rafflesia*, alles übrige dem Wirthe an, und ist die

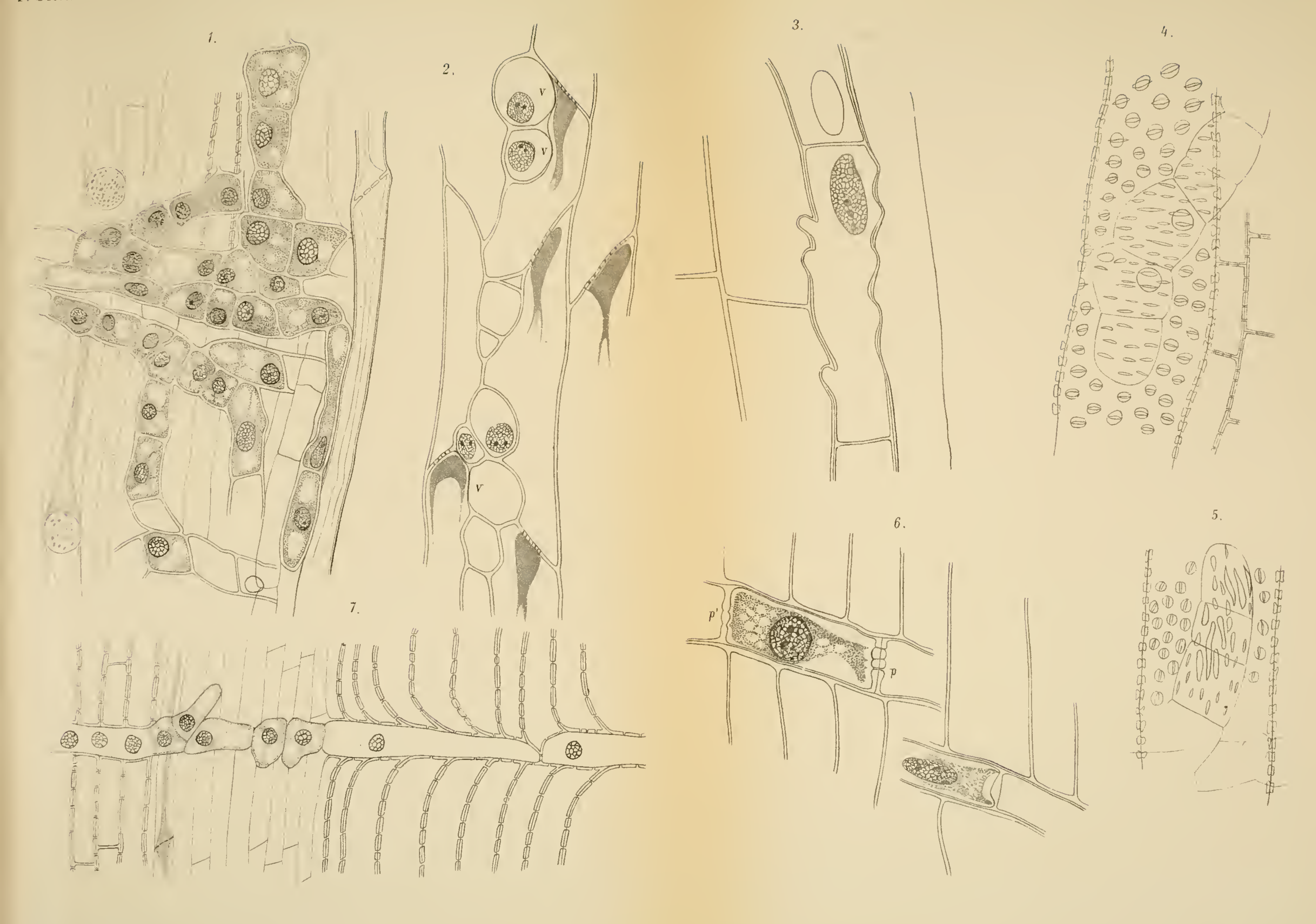
Grenze als stärkere Linie kenntlich gemacht. Die Tracheiden des Schmarotzers legen sich directe an Tracheen des Wirthes an, welche nur theilweise behöfte Tüpfel, zum grössten Theile die unter dem Einflusse der angrenzenden Schmarotzerzellen entstehenden einfachen, spaltförmigen Tüpfel zeigen. Vergr. 240.

Fig. 6. Radialer Längsschnitt aus der Grenze zwischen Floralpolster und Rindenhülle (Taf. III, Fig. 1, *g*). Das wieder an den mächtigen Zellkernen kenntliche Parenchymgewebe des Floralpolsters sendet fädige Fortsätze in die mit Stärke vollgepfropften Parenchymzellen der Rindenhülle. Vergr. 240.

Fig. 7. Kurzgliederige Siebröhren aus dem Floralpolster der jüngeren Knospe (Taf. II, Fig. 6). Die Zellkerne der Siebröhren sind zu stark lichtbrechenden, jeder Structur entbehrenden Körpern degenerirt. Die Siebplatten besitzen Callusbelege. Vergr. 330.

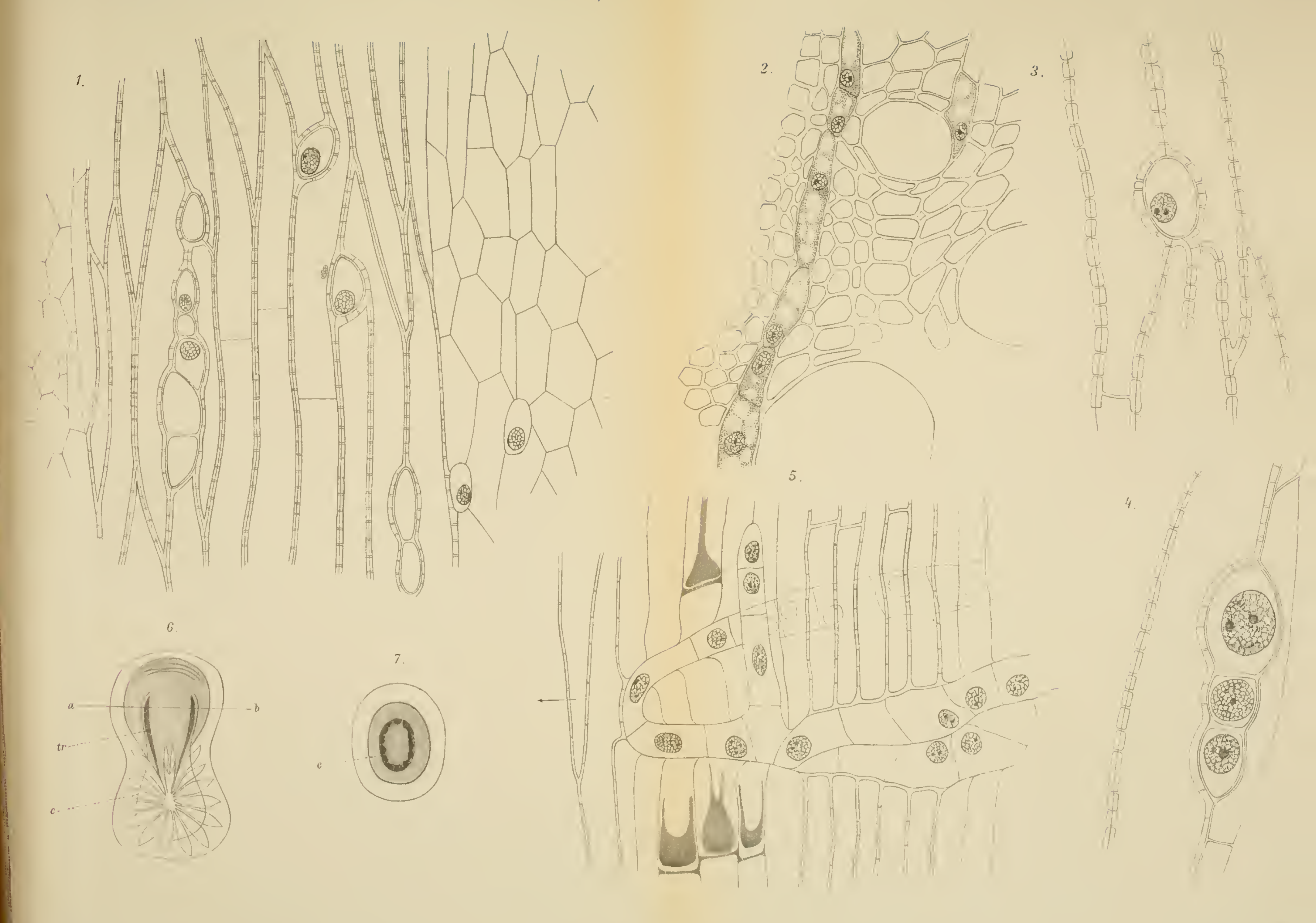
Fig. 8. Eine Siebröhre des Floralpolsters der jüngeren Knospe im Querschnitte. *s* Siebröhre mit degenerirtem Zellkerne, *g* Geleitzelle, deren Kern deutliche Kernstructur aufweist.

Fig. 9. In Degeneration befindliche Zellkerne der Siebröhrenglieder im Floralpolster. Vergr. 600.



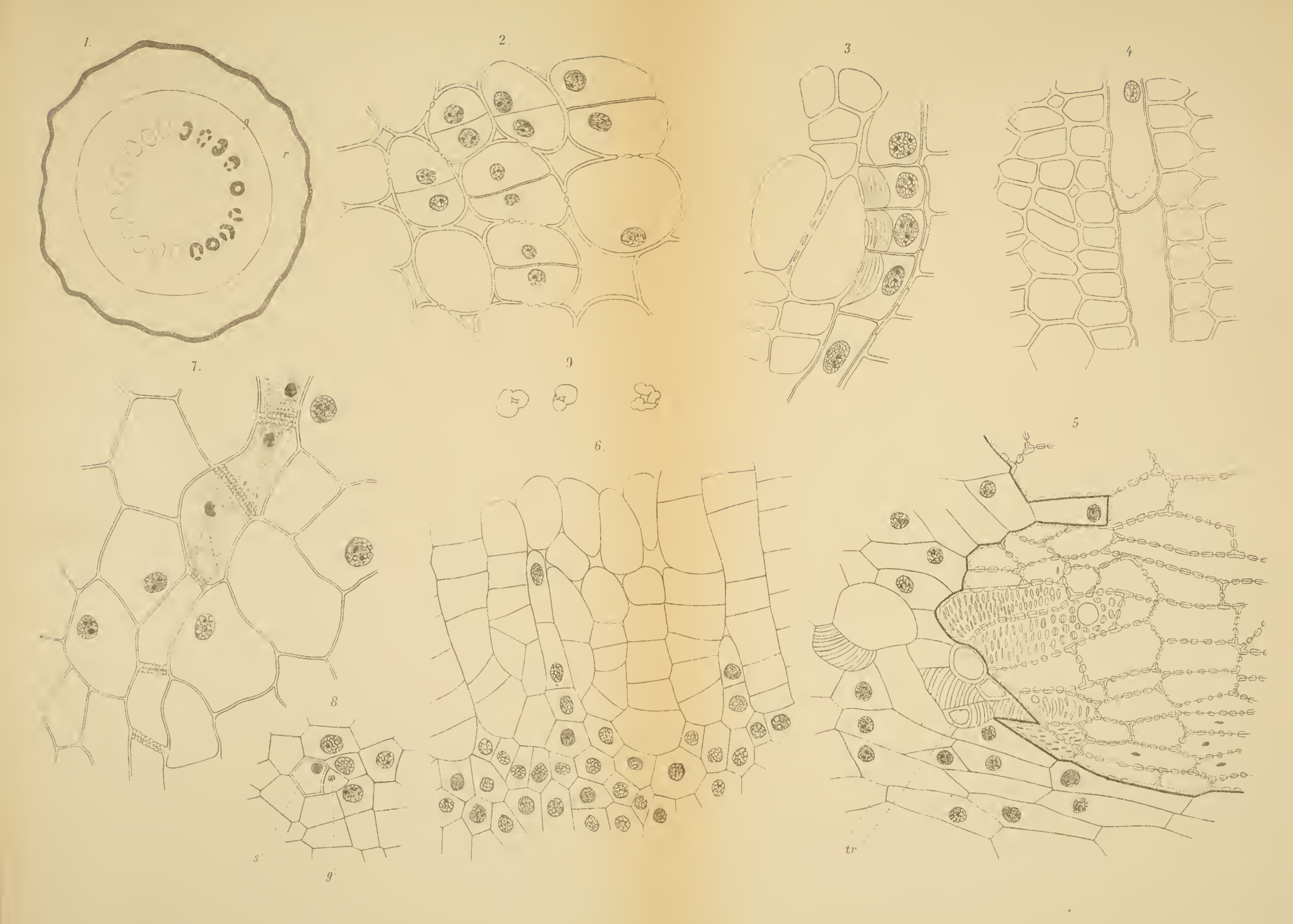
Autor del.

Lith Anst v Th Bannwarth Wien



Autor del

Lith Anst v Th Bannwarth, Wien


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8
9
tr
s
g
Autor del.
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.